Pedobiologia 29, 113—127 (1986)
VEB Gustav Fischer Verlag Jena

Zoologisches Institut der Universität Frankfurt am Main, Arbeitsgruppe Ökologie,
Frankfurt am Main, BRD

Fünfjährige Collembolensukzession auf einem verbrannten Kiefernwaldboden in Niedersachsen (BRD)

J. C. Tamm

Mit 3 Abbildungen

(Angenommen: 85-08-02)

1. Einleitung

Die Auswirkungen von Feuer auf die Bodenfauna sind zwar des öfteren untersucht worden (Übersichten bei Ahlgren 1974 und Winter *et al.* 1980), doch fanden dabei die Collembolen als wichtige Bodentiere erstaunlich wenig Beachtung. Die spärlichen Angaben hierzu beziehen sich fast ausschließlich auf die Kurzzeitfolgen von Bränden. Meist betreffen sie zudem nur die Tiergruppe als Ganzes (Rice 1932; Heywards & Tissot 1936; Huhta *et al.* 1967, 1969; Metz & Farrier 1971) oder erwähnen einzelne Arten mehr beiläufig (Pearse 1943; Winter *et al.* 1976; Buck 1979). Auch Macfadyen (1952) behandelt das Thema nur am Rande. Lediglich zwei etwas umfassendere Studien zur Feuerökologie der Collembolen liegen vor: Dindal & Metz (1977) untersuchten verschieden häufig überbrannte Kiefernwaldböden in Nordamerika über zehn Monate, Jahn & Schimitschek (1950, 1951, 1961, 1972) arbeiteten im ersten, im zehnten und im zwanzigsten Jahr nach einem Wildfeuer in der subalpinen Nadelholzstufe der Alpen. Nirgendwo wurde jedoch bisher die Brandfolgesukzession von Collembolen über einen längeren, geschlossenen Zeitraum hinweg untersucht. Damit ist auch unbekannt (abgesehen von den groben Hinweisen bei Jahn & Schimitschek von einem Sonderstandort), wie lange die Regeneration der ursprünglichen Collembolenfauna dauert und wie sich die einzelnen Arten dabei verhalten.

Die vorliegende Arbeit soll zur Aufklärung dieser Fragen beitragen. Die Gelegenheit für die Untersuchung bot sich, als ein Großfeuer im August 1975 über 8000 ha Wald in Niedersachsen völlig vernichtete und in der Folge ein multidisziplinäres Forschungsprogramm zur Brandflächensukzession abgewickelt wurde. Die im Rahmen dieser längerfristigen Untersuchungen in einem verbrannten Kiefernforst durchgeführten Bodenfallenfänge wurden bezüglich der Collembolen über die ersten fünf Brandfolgejahre hinweg ausgewertet und mit dem Jahresfang aus einem unverbrannten Kiefernforst verglichen. Da nach allen genannten Untersuchungen die Wirkung des Feuers im wesentlichen an der Bodenoberfläche und unmittelbar darunter zum Tragen kommt sollten damit trotz der Beschränkung auf die epedaphischen Collembolen zumindest die markantesten Brandfolgen beschrieben worden sein.

Mein besonderer Dank gilt den Herren Dr. K. Winter (Niedersächsische Forstliche Versuchsanstalt, Göttingen) und Dr. J. Schauermann (II. Zoologisches Institut der Universität Göttingen), deren Bodenfallenfänge dieser Arbeit zugrunde liegen und die zudem wichtige Informationen zu ihren Freilanduntersuchungen gaben. Dr. M. Brauer von unserer Arbeitsgruppe und Prof. Dr. C. Wissel (Physikalisches Institut der Universität Marburg an der Lahn) halfen bei der Programmierung zur Diversitätsberechnung, und Dr. R. D. Stevenson (Universität Frankfurt am Main) überarbeitete den englischen Text. Meinen herzlichen Dank auch an sie.

2. Untersuchungsgebiet und Methodik

Das Untersuchungsgebiet liegt in der seinerzeit größten, geschlossenen Brandfläche von 5000 ha im Forstamt Lüß nördlich von Celle in Niedersachsen (10° 11′/52° 46′; 90—95 m über NN). Es wurde, ebenso wie die Brandgeschichte und die Methodik, bereits ausführlich beschrieben (Kürschner & Röhrig; Hetsch; Beese & Divisch; Butin & Kappich; Jahn; Winter *et al.*; alle 1980), so daß hier nur das zum Verständnis des Folgenden unmittelbar Notwendige wiederholt wird.

Die hier zugrunde liegenden Untersuchungen fanden ab dem 1. April 1976 ununterbrochen bis zum 30. Oktober 1980 in einer 20jährigen, verbrannten Kiefernkultur *(Pinus sylvestris)* statt, die der natürlichen Sukzession überlassen worden war, sowie im Jahre 1977 in einem gleichartigen, unverbrannten Forst in 3 km Entfernung. Im unverbrannten Zustand standen dort Braunerde-Podsole auf diluvialem Quarzsand an, deren Rohhumusdecke bei der Waldbegründung furchenweise beiseite gepflügt worden war („Pflanzstreifen", „Zwischenstreifen"). In der Krautschicht dominierten *Pteridium aquilinum*, *Deschampsia flexuosa*, *Vaccinium myrtillus*, *Galium harcynium* und *Polytrichum attenuatum* (alle Angaben zur Vegetation nach Jahn 1980).

Das intensive, sehr heiße Feuer im August 1975 verbrannte die Humusdecke bis auf vereinzelte Restbrocken auf den Pflanzstreifen. Von der oberirdischen Vegetation blieben nur die ausgebrannten Baumstämme übrig. Kohle, Asche und Niederschlagswasser bildeten über dem hydrophob gewordenen Sanduntergrund zunächst einen alkalischen Brandschlamm. Die weitere Boden- und Vegetationsentwicklung ist wie folgt zu charakterisieren:

1975: Auf dem Brandschlamm diverse Pilze, das Lebermoos *Marchantia polymorpha* auf den Zwischenstreifen bestandsbildend.

1976: Dichte Polster von *Funaria hygrometrica* überziehen die Zwischenstreifen, die Pflanzstreifen noch fast kahl; Verkohlungshorizont im Sommer staubig vertrocknet; nach den Herbstregen erstmals höhere Pflanzen in nennenswerter Häufigkeit; am Jahresende bedeckt die Vegetation insgesamt ca. 20% der Fläche.

1977: Hohe, fast geschlossene *Epilobium-angustifolium*-Flur, lokal auch *Pteridium aquilinum* oder *Molinia caerulea* vorherrschend, im Zwischenwuchs *Calluna vulgaris*, *Deschampsia flexuosa*, *Senecio sylvaticus* u. a., im Unterwuchs *Polytrichum juniperinum*; Bodenhydrophobie abnehmend, ebenso die Unterschiede zwischen Pflanz- und Zwischenstreifen.

ab 1978: Zunehmende Ausbreitung von *Deschampsia* und *Calluna* auf Kosten von *Epilobium*; über der geschlossenen Krautschicht allmähliche Ausbildung einer Strauchschicht mit schließlich 10% Deckung (*Salix*-Arten, *Populus tremula*, *Betula pendula*).

Die Witterung im Untersuchungszeitraum beschreibt Jahn (1980).

Die auf den Untersuchungsflächen im Abstand von 5 m ausgebrachten Bodenfallen nach Barber auf Pikrinsäurebasis (näheres bei Adis 1974; Winter *et al.* 1980) wurden 1976 wöchentlich, danach zweiwöchentlich und 1980 dreiwöchentlich geleert, im Winter nach längeren Intervallen. Nachdem die Auswertung einiger Serien von sechs zeitgleichen Einzelfallengängen meist hohe Individuenzahlen bei erstaunlich homogener Verteilung der Individuen und Arten erbracht hatte[1]), wurden für die weiteren Fangintervalle jeweils zwei Einzelfallen getrennt durchbestimmt (nach Gisin 1960, 1963, 1964 und Palissa 1964). Die Ergebnisse zeigen, daß bei etwa quartalweiser Zusammenfassung der Daten eine für die Fragestellung hinreichende Genauigkeit erzielt wird.

Die Diversität (H) wurde nach Brillouin (1962) unter den Auswahlkriterien von Pielou (1966) berechnet:

$$H = \frac{1}{N} \log_2 \frac{N!}{N_1!\, N_2! \ldots N_s!}$$

mit N = Gesamtindividuenzahl
N_i = Individuenzahl der i-ten Spezies
s = Gesamtartenzahl

Bei N, N_i (= n) $\geq$ 20 wurde die Näherung nach Stirling eingesetzt (Fehler < 1%):

$$n \approx \left(\frac{n}{e}\right)^n \sqrt{2\pi\, n}$$

Die Darstellung von Ähnlichkeitswerten für die verschiedenen Jahresfaunen wurde angesichts der klar ersichtlichen Tendenzen in Abb. 2 für entbehrlich gehalten.

---

[1]) Der durchschnittliche Artenfehlbetrag in zwei Proben, ausgewählt aus 6 Parallelproben, war gegenüber der Sechserserie 20%. Die in der Stichprobe nicht erfaßten Arten waren immer rezedente (Ausnahmen nur im April 1976 bei sehr geringen Gesamtindividuenzahlen). Nur die Dominanzränge der häufigeren Arten wechselten oft von Fall zu Fall. Die zeitlich und räumlich integrierende Wirkung der Bodenfallenmethode erlaubte somit kleine Stichprobenzahlen, ließ aber andererseits die für Collembolen und frühe Sukzessionsphasen typische „Cluster"-Bildung im Verborgenen. Nicht einmal zwischen Pflanz- und Zwischenstreifenfängen traten signifikante Unterschiede auf.

3. Ergebnisse und Detaildiskussion

3.1. Allgemeine Übersicht

Insgesamt enthielten die 242 ausgewerteten Bodenfallenproben 50722 Collembolen aus 44 Arten. Tabelle 1 gibt eine Übersicht über die Individuenausbeuten für die einzelnen Arten im Gesamtzeitraum und jahrweise, sowie über die Dominanzen im Gesamtfang und über den frühesten Nachweis der Arten nach dem Brand. Abb. 1 stellt die Gesamtindividuenzahlen pro Durchschnittsfalle, die Artenzahlen und die Diversitäten nach BRILLOUIN in den Jahresfängen und jeweils in den einzelnen Jahreszeiten zusammen. Es zeigt sich folgendes:

Die Gesamtindividuenzahlen waren lediglich noch im Vorfrühling nach dem Brandjahr stark verringert. Dies wird bereits in der jahreszeitweisen Darstellung in Abb. 1 deutlich, obwohl die entsprechenden Jahreszeitwerte der übrigen Jahre durch Einbeziehung der langen, aktivitätsarmen Winterperioden merklich gedrückt sind. Der ausschließliche Vergleich der März- und Aprilfänge zeigt für den April 1976 eine Individuenreduktion auf 20% des Wertes von der unverbrannten Fläche und auf durchschnittlich nur 4% der Brandflächenwerte aus den Folgejahren. Bereits im Juni 1976 wurden die insgesamt höchsten Individuenzahlen des Untersuchungszeitraumes erreicht (vergl. Tabelle 1 und Abb. 2). Auf der Brandfläche blieben dann die Aktivitätsdichten gegenüber der Vergleichsfläche insgesamt erhöht mit sinkender Tendenz.

Die Artenzahlen waren, wie die Individuenzahlen, nur noch im April des ersten Brandfolgejahres stark reduziert. Sie erreichten seinerzeit gerade 33% der ansonsten recht einheitlichen Werte aus den März- und Aprilfängen der übrigen Jahre und der Vergleichsfläche. Größtenteils dürfte dieser Effekt allerdings auf die geringen Individuenausbeuten dieses frühen Stadiums zurückgehen (s. Kap. 4.2.3.). Allgemein lagen die Artenzahlen in den Jahresfängen von der Brandfläche ziemlich konstant rund 20% unter denen der unverbrannten Fläche. Bei jahreszeitlicher Betrachtung werden die Unterschiede insgesamt etwas schwächer.

Die Diversitäten nach BRILLOUIN waren im ersten Halbjahr des ersten Brandfolgejahres auf der Brandfläche gegenüber denen von der Vergleichsfläche deutlich reduziert; im April durch die niedrigen Arten- und Gesamtindividuenzahlen, anschließend durch das Massenaufkommen von *Bourletiella hortensis* (siehe Kap. 3.2.). Sie nahmen danach allmählich wieder zu und lagen schließlich im fünften Brandfolgejahr leicht über den Werten der unverbrannten Fläche.

Markant unterbrochen wurde diese Aufwärtsentwicklung allerdings im ersten Halbjahr des vierten Brandfolgejahres durch die insgesamt niedrigsten Diversitätswerte. Sie waren bedingt durch ein starkes Massenaufkommen von *Sminthurides schoetti* bei gleichzeitigen, minimalen Aktivitätsdichten einiger sonst stark dominierender Entomobryiden während und im Anschluß an den besonders strengen Winter 1978/79 (vergl. Abb. 2).

3.2. Das Auftreten der einzelnen Arten

3.2.0. Allgemeines

Die jahrweise Entwicklung der Fangzahlen für alle nachgewiesenen Spezies geht aus Tabelle 1 hervor. Darüber hinaus stellt Abb. 2 für die regelmäßig festgestellten Arten (> 15 Individuen im Gesamtfang) die Fanghäufigkeiten pro Durchschnittsfalle in den einzelnen Jahreszeiten dar. Dabei treten zum einen die rasch ablaufenden, frühen Sukzessionsphasen hervor, zum anderen die allgemeinen, phänologischen Aspekte. Abb. 2 faßt außerdem die betreffenden Arten zu Gruppen mit jeweils gleichem Auftretensmuster während der Sukzession zusammen.

3.2.1. Sukzessionsverlauf

Abb. 2 läßt zunächst die bereits dargestellte, kurzfristige Arten- und Individuenverarmung zu Beginn des ersten Brandfolgejahres erkennen. Dieses „Anfangstief" betrifft fast alle Arten mit Ausnahme weniger Leitformen der frühesten Sukzessionsphase (*Entomobrya*- und *Bourletiella*-Arten). Einige, rein epigäische Großcollembolen fehlten dann der Brandfläche ganz (*Tomocerus longicornis*) oder weitestgehend (die *Sminthurus*- und *Dicyrtoma*-Arten),

Tabelle 1. Collembolen-Gesamtausbeute, Dominanzen im Gesamtfang und frühester Nachweis der einzelnen Arten nach dem Brand
[Numbers of individual Collembola captured, dominance values calculated for the total catch, and the earliest post-fire observations of the species]

Spezies	D [%]	N total (4159)	U/77 (666)	B/76 (614)	B/77 (666)	B/78 (769)	B/79 (786)	B/80 (658)	
Sminthuridae									
Sminthurides schoetti (Axelson, 1903)	*29,3*	**14,850**	663	1813	1806	3796	5819	953	1—4
Bourletiella hortensis (Fitch, 1863)	*13,1*	**6,644**	2	5297	320	378	604	43	*
Bourletiella bilineata (Bourlet, 1842)	*0,8*	**384**	—	222	5	5	12	140	1—4
Bourletiella viridescens (Stach, 1920; Gisin, 1960)	*r*	**4**	—	—	1	2	—	1	2—9
Bourletiella cf. pallipes (Bourlet, 1843)	*r*	**1**	—	1	—	—	—	—	1—6
Sminthurinus aureus (Lubbock, 1862) *f. signata* (Krausbauer, 1902)	*3,2*	**1,608**	78	170	346	181	547	286	*
Dicyrtoma atra (Linné, 1758)	*0,8*	**390**	381	5	2	—	—	2	1—10
Dicyrtoma saundersi (Lubbock, 1862)	*r*	**102**	101	—	1	—	—	—	2—11
Sminthurus fuscus (Linné, 1758)	*r*	**187**	182	3	2	—	—	—	*
Sminthurus lubbocki (Tullberg, 1872)	*r*	**51**	50	1	—	—	—	—	1—10
Arrhopalites sericus (Gisin, 1947)	*r*	**10**	4	3	2	—	1	—	1—8
Entomobryidae									
Lepidocyrtus lignorum (Fabricius, 1781; Gisin, 1964)[1])	*21,7*	**11,017**	978	1621	4097	2321	827	1173	*
Lepidocyrtus cyaneus (Tullberg, 1871)	*1,1*	**552**	195	8	6	36	44	263	1—6
Entomobrya nivalis (Linné, 1758)	*6,8*	**3,456**	192	1877	819	441	54	73	*
Entomobrya multifasciata (Tullberg, 1871)	*1,9*	**986**	5	465	328	110	31	47	1—4
Entomobrya corticalis (Nicolet, 1841)	*1,8*	**948**	15	227	100	225	191	190	1—5
Tomocerus vulgaris (Tullberg, 1871)	*3,0*	**1,515**	—	8	608	62	361	476	1—5
Tomocerus flavescens (Tullberg, 1871)	*1,0*	**524**	124	—	—	—	96	304	4—6
Tomocerus longicornis (Müller, 1776)	*r*	**17**	17	—	—	—	—	—	—
Orchesella flavescens (Bourlet, 1839)	*r*	**6**	4	—	1	—	1	—	2—5
Pseudosinella cf decipiens (Denis, 1924)	*r*	**1**	—	—	—	1	—	—	3—6
Isotomidae									
Isotoma viridis (Bourlet, 1839)	*5,4*	**2,764**	4	4	39	1652	389	676	1—7
Isotoma cinerea (Nicolet, 1841)	*1,1*	**546**	24	1	10	372	19	120	1—5
Isotoma notabilis (Schäffer, 1896)	*r*	**100**	42	1	36	21	—	—	1—5
Isotoma sensibilis (Tullberg, 1876)	*r*	**20**	—	7	—	—	—	13	1—5
Isotoma hiemalis (Schött, 1893)	*r*	**8**	—	—	—	1	—	7	3—3
Isotoma cf. olivacea (Tullberg, 1871)	*r*	**1**	—	—	—	—	1	—	4—7
Isotomurus palustris (Müller, 1776) *f. balteata* (Reuter, 1876)	*2,3*	**1,171**	3	52	153	796	137	30	1—5

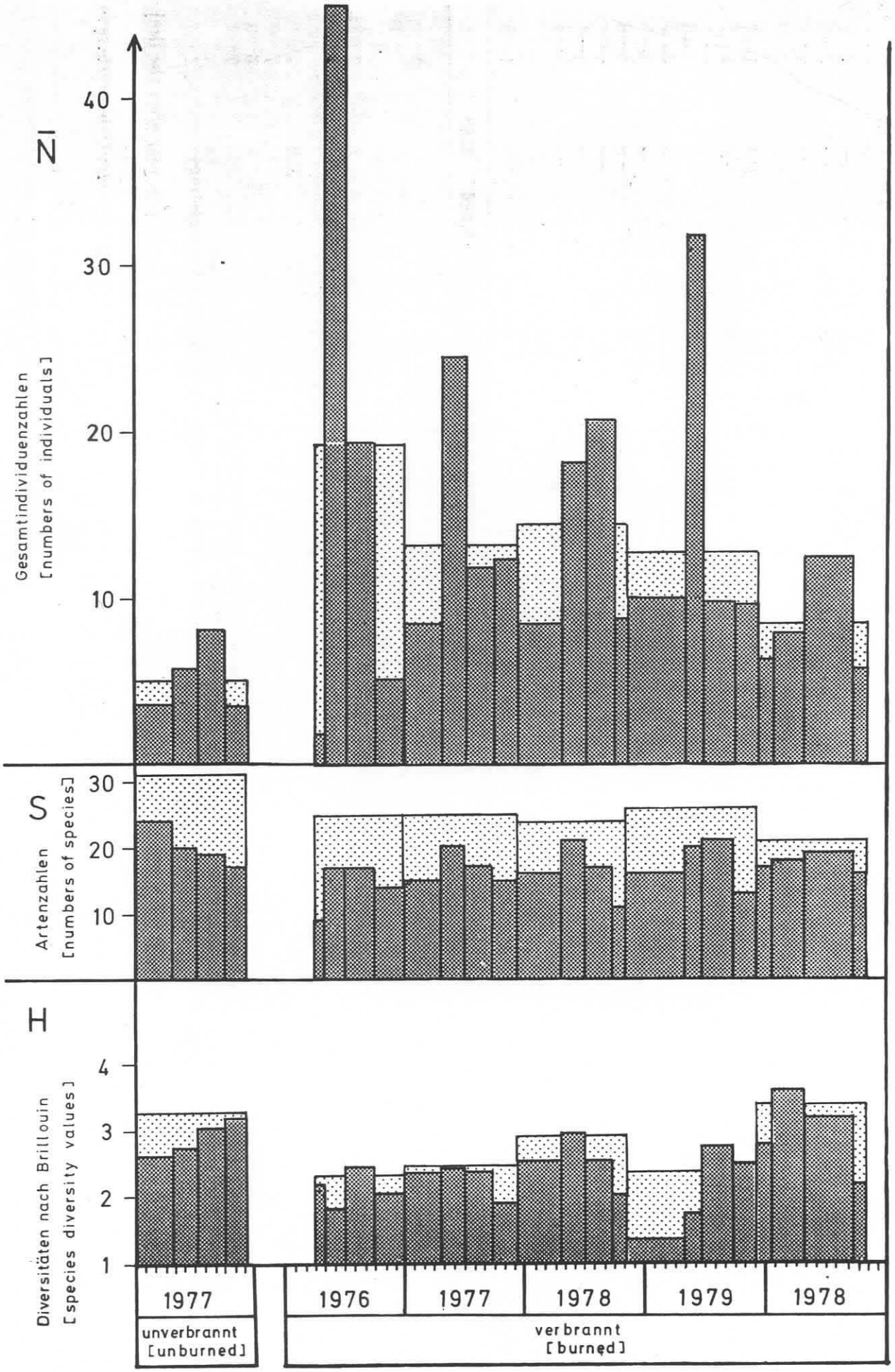
Folsomides angularis (Axelson, 1905)	*0,9*	**474**	—	3	31	221	169	50	*
Folsomides parvulus (Stach, 1922)	*r*	**1**	1	—	—	—	—	—	—
Folsomia quadrioculata (Tullberg, 1871)	*r*	**2**	1	—	—	—	1	—	4—7
Anurophorus laricis (Nicolet, 1842)	*r*	**2**	1	1	—	—	—	—	1—6
Tetracanthella spec.	*r*	**1**	1	—	—	—	—	—	—
Poduridae									
Friesea mirabilis (Tullberg, 1871)	*3,8*	**1,948**	2	5	54	451	722	714	1—7
Pseudachorutes parvulus (Börner, 1901)	*0,6*	**306**	205	1	21	58	21	—	1—7
Pseudachorutes cf. dubius (Krausbauer, 1898)	*r*	**4**	4	—	—	—	—	—	—
Neanura muscorum (Templeton, 1835)	*r*	**41**	31	—	—	1	2	7	3—6
Micranurida pygmaea (Börner, 1901)	*r*	**4**	4	—	—	—	—	—	—
Hypogastrura cf. sahlbergi (Reuter, 1895)	*r*	**11**	—	—	1	—	10	—	2—5
Hypogastrura armata (Nicolet, 1841; Stach, 1949)	*r*	**8**	—	—	—	3	5	—	3—6
Hypogasrura cf. inermis (Tullberg, 1871)	*r*	**1**	1	—	—	—	—	—	—
Hypogastrura cf. viatica (Tullberg, 1872)	*r*	**1**	—	—	—	—	1	—	4—4
Hypogastrura spec.	*r*	**2**	—	—	—	2	—	—	3—4
Onychiuridae									
Onychiurus armatus (Tullberg, 1869; Gisin, 1952)	*r*	**53**	46	1	2	3	1	—	1—8
Summen	**100**	**50,722**	**3361**	**11,797**	**8791**	**11,139**	**10,066**	**5568**	

Legende: D = Dominanz im Gesamtfang [dominance in the total catch]
r = Dominanz < 0,5 %
N = Anzahl der gefangenen Individuen [individuals captured]
U/77 = Unverbrannte Fläche im Jahre 1977 [unburned site in the year 1977]
B/76 = Brandfläche im Jahre 1976 [burned site in the year 1976]
( ) = „Fallentage" (F) im betreffenden Zeitraum [„trap-days" (F) within the period in question],

$$F = \sum_{i=1}^{n} f_i t_i, \text{ wenn [if]}$$

f_i = Fallenzahl im i-ten Fangintervall [number of traps within the i-th trapping interval]
t_i = Zahl der Tage im i-ten Fangintervall [number of days within the i-th trapping interval]
n = Zahl der Fangintervalle im betreffenden Zeitraum [number of trapping intervals within the period in question]
M = Erstnachweise nach dem Brand [Earliest post-fire observations]
x — y = Erstnachweis im y-ten Monat des x-ten Brandfolgejahres [Earliest observation within the y-th month of the x-th year after the fire]
* = Art bereits im ersten Fangintervall vorhanden [Species already occurred within the first trapping interval]

[1]) *Lepidocyrtus lignorum* wurde anhand von etwa 30 ausgewählten Individuen bestimmt, ansonsten mußte nach Habitus aussortiert werden. Daher verbergen sich unter diesem Namen möglicherweise auch Vertreter der Schwesterart *Lepidocyrtus lanuginosus* (Gisin 1963).


N
40
30
20
10
Gesamtindividuenzahlen
[numbers of individuals]
S
30
20
10
Artenzahlen
[numbers of species]
H
4
3
2
1
Diversitäten nach Brillouin
[species diversity values]
1977
1976
1977
1978
1979
1978
unverbrannt
[unburned]
verbrannt
[burned]

andere erschienen hier erst nach mehreren Jahren (*Tomocerus flavescens*, *Neanura muscorum*). Auch der kleine *Pseudachorutes parvulus* war auf der Brandfläche wesentlich seltener als auf der Vergleichsfläche. *Lepidocyrtus cyaneus* erreichte erst im fünften Brandfolgejahr wieder die Häufigkeit der unverbrannten Fläche.

Alle anderen Arten in Abb. 2 entwickelten auf der Brandfläche zumindest zeitweise höhere Aktivitätsdichten als auf der Vergleichsfläche. Dies gilt sogar für die auf beiden Flächen dominierenden *Lepidocyrtus lignorum*, *Sminthurides schoetti* und *Sminthurinus aureus*, aber noch wesentlich deutlicher für die weiteren Spezies. Die meisten dieser Brandflächenpräferenten erschienen bald nach der Frühjahrsverarmung noch im ersten Brandfolgejahr (vergl. Tabelle 1), so daß seinerzeit bereits 90% der Arten in Abb. 2 und 57% des Gesamtartenspektrums auf der Brandfläche vertreten waren. Die Besiedlungsdichten waren jedoch in den meisten Fällen noch sehr niedrig. Dennoch war das erste Sukzessionsjahr markant gekennzeichnet durch ein Massenaufkommen der moosfressenden Pionierart *Bourletiella hortensis*, die den Aspekt des *Funaria*-Stadiums beherrschte und bereits ab dem zweiten Brandfolgejahr keine wesentliche Rolle mehr spielte (vergl. hierzu WINTER *et al.* 1976). Deutliche Häufigkeitsmaxima in der frühen Sukzession hatten außerdem *Bourletiella bilineata*, *Entomobrya nivalis* und *Entomobrya multifasciata*. Typische Arten der mittleren und späten Sukzessionsphasen waren vor allem *Tomocerus vulgaris*, *Isotoma viridis*, *Isotomurus palustris f. balteata* und *Friesea mirabilis*.

3.2.2. Phänologische Beobachtungen

Die meisten Arten waren ganzjährig anzutreffen und zeigten keine festen, jahreszeitlichen Aktivitätsmaxima. Die eindeutigen Ausnahmen sollen erwähnt werden.

Ökologisch interessant ist dabei besonders die saisonale Vikarianz der *Sminthurus*- und der *Dicyrtoma*-Arten auf dem unverbrannten Kiefernwaldboden. Da dieses Phänomen in Abb. 2 aufgrund der hierfür ungünstigen jahreszeitlichen Grenzen überdeckt wird, gibt Abb. 3 für die vier Spezies die Fangergebnisse der einzelnen Fangintervalle von der Vergleichsfläche wieder.

Arten mit Aktivitätsschwerpunkt im Winterhalbjahr

Dicyrtoma atra: Zwar insgesamt fast ganzjährig (nur im Mai völlig fehlend), doch von September bis März 96% der Individuen auftretend (vergl. Abb. 3)

Dicyrtoma saundersi: Ausschließlich von Oktober bis März auftretend (Abb. 3).

Isotoma cinerea: Zwar ganzjährig auftretend, doch auf beiden Untersuchungsflächen zwischen Dezember und Ende April insgesamt 93% der Individuen.

Isotoma hiemalis: Ausschließlich von Dezember bis März wurden die 8 Individuen in verschiedenen Fallen und verschiedenen Jahren gefangen.

Abb. 1. Die Gesamtindividuenzahlen der Collembolen pro Durchschnittsfalle und Tag im betreffenden Zeitraum ($\bar{N}$), die Artenzahlen (s) und die Diversitäten nach BRILLOUIN (**H**) im Gesamtfang des betreffenden Zeitraumes; punktierte Säulen für die Jahreswerte, dunkle Säulen für die Jahreszeiten-Werte.
[The total numbers of individual Collembola captured within the i-th period corrected for trapping effort ($\bar{N}$), the numbers of species (S) and the values of BRILLOUIN's species diversity (**H**) in the total catch of the i-th period; dotted histograms represent the annual results, dark histograms represent the seasonal results].

$$\bar{N} = \sum_{i=1}^{n} N_i \,/\, \sum_{i=1}^{n} f_i\, t_i, \text{ wenn [if]}$$

N_i = Individuenausbeute im i-ten Fangintervall; übrige Abkürzungen erklärt in Legende zu Tabelle 1.
[Specimens captured within the i-th trapping interval; further abbreviations explained in legend Table 1.]

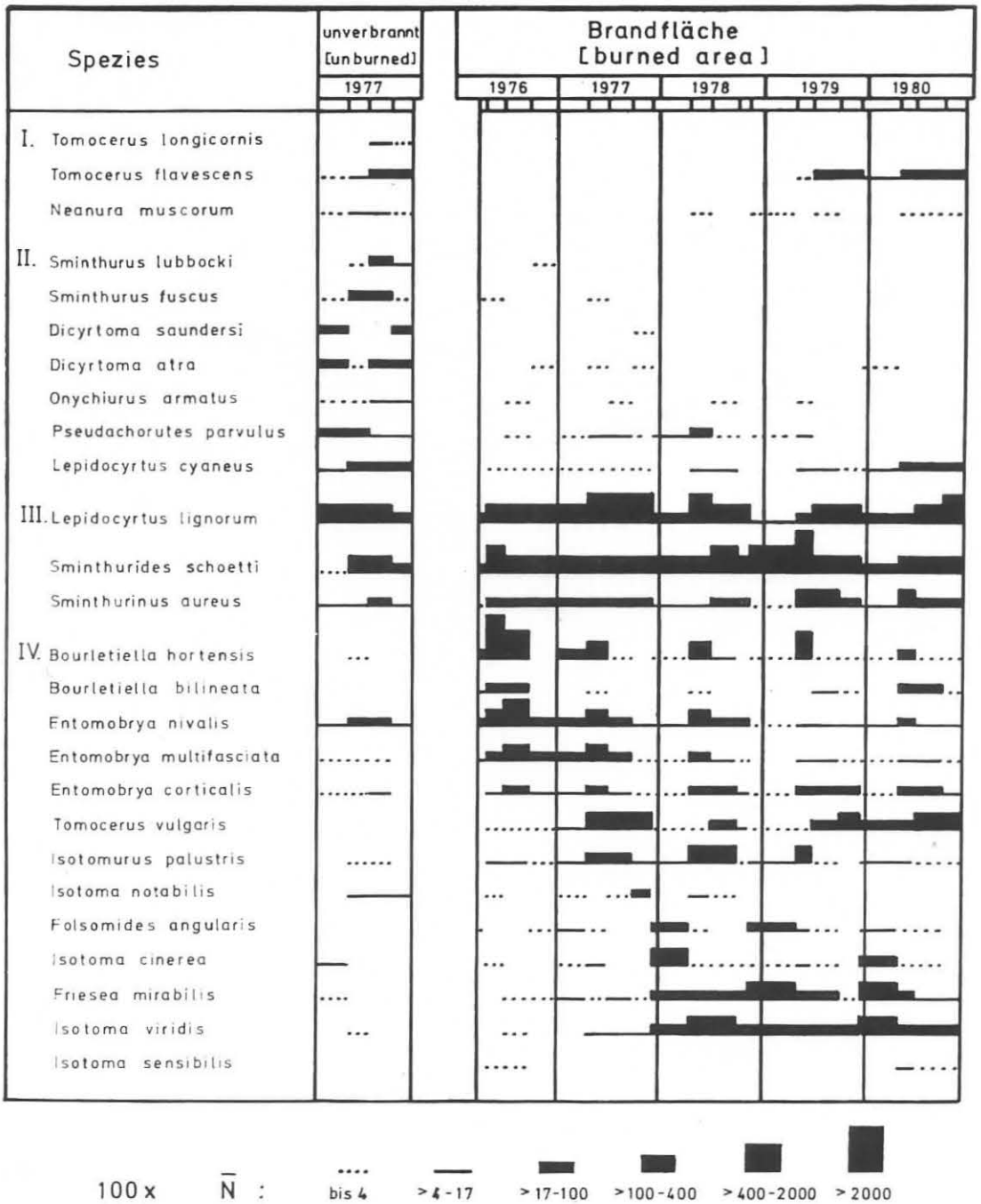


Abb. 2. Die jahreszeitlichen Individuenausbeuten pro Durchschnittsfalle und Tag ($\bar{N}$, definiert in Legende Abb. 1) für die häufigeren Collembolenarten (mit > 15 Individuen im Gesamtfang). [The seasonal individual frequencies of the more abundant collembolan species (> 15 specimens in the total catch) corrected for trapping effort ($\bar{N}$, defined in legend Fig. 1.)

I. Arten nach dem Brand längerfristig fehlend
[species absent for a long time after the fire]
II. Arten nach dem Brand längerfristig deutlich seltener
[species distinctly reduced after the fire]
III. Arten nach dem Brand ohne auffällige, längerfristige Häufigkeitsänderung
[species without marked long-term changes of individuals after the fire]
IV. Arten nach dem Brand längerfristig wesentlich häufiger
[species distinctly increased after the fire].

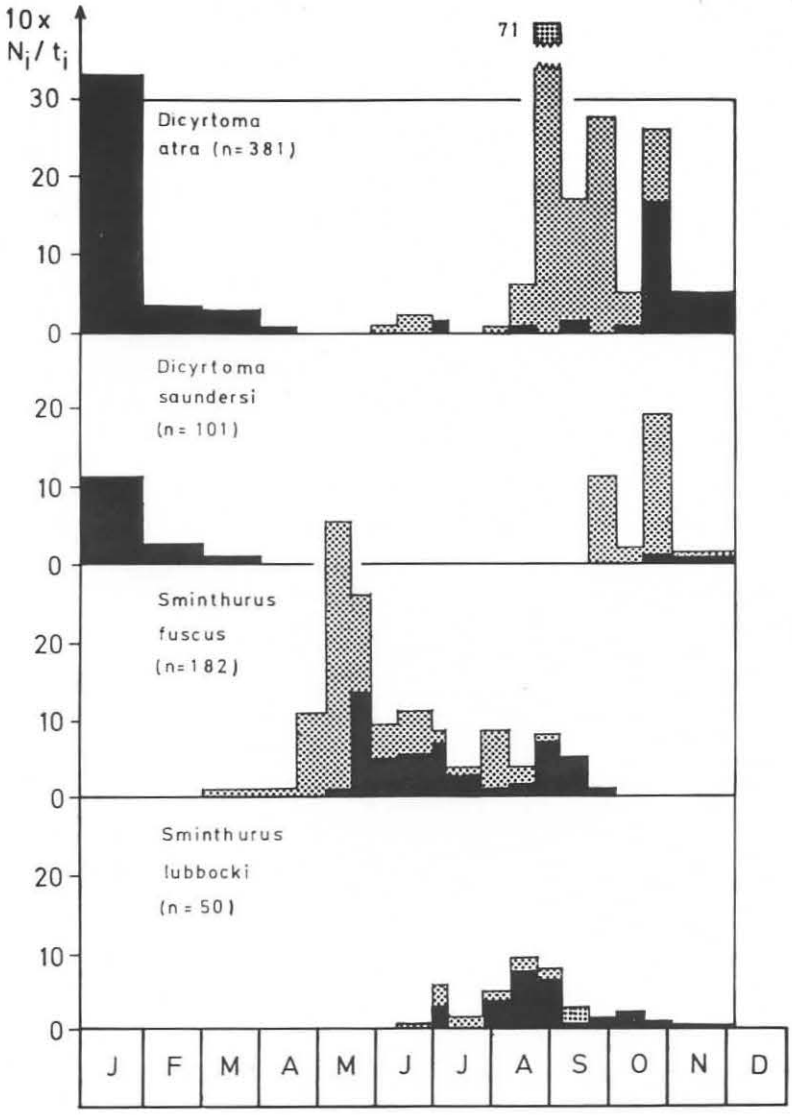


Abb. 3. Das jahreszeitliche Auftreten der großen Sminthuriden auf der unverbrannten Fläche im Jahre 1977.
[Seasonal appearances of the large-bodied sminthurid species on the unburned site in the year 1977.]

N_i = Individuenausbeute im i-ten Fangintervall
[number of individuals captured within the i-th trapping interval]
t_i = Zahl der Tage im i-ten Fangintervall
[number of days within the i-th trapping interval]
n = Gesamtindividuenausbeute des Jahres 1977
[total numbers of individuals captured within the year 1977].

Schwarzer Säulenanteil: Adulte; grauer Säulenanteil: Juvenilstadien.
[Black parts of the histograms: adults; grey parts of the histograms: juvenile and half-grown individuals.]

Arten mit Aktivitätsschwerpunkt im Vorfrühling

Folsomides angularis: Zwar ganzjährig auftretend, doch im März und April 95% der Individuen.

Friesea mirabilis: Zwar ganzjährig auftretend, doch von Februar bis Ende April 73% der Individuen. Die Phänologie dieser Art dürfte jedoch weniger jahreszeitlich festgelegt, sondern durch die Standortbedingungen (Bodenfeuchtigkeit u. a.) bestimmt sein. Hale (1966) stellte neben dem Frühjahrsmaximum auch ein Herbstmaximum fest, Usher (1970) nur ein Herbstmaximum, Poole (1961) und Milne (1962) gar keine klaren Gesetzmäßigkeiten.

Arten mit Aktivitätsschwerpunkt im Sommerhalbjahr

Sminthurus fuscus: Zwischen März und September auftretend, dabei 96% der Individuen von Mai bis September (vergl. Abb. 3).

Sminthurus lubbocki: Zwischen Juni und Dezember auftretend mit Maximum im Spätsommer (Abb. 3).

Bourletiella hortensis: Zwischen April und Oktober auftretend, dabei 98,6% der Individuen von Mai bis August.

Bourletiella bilineata: Wie *B. hortensis* mit 95,6% der Individuen von Mai bis August.

4. Allgemeine Diskussion

4.1. Zur Collembolenfauna des unverbrannten Kiefernwaldbodens

Die Collembolenfauna mittel- und nordeuropäischer Nadelwaldböden ist durch zahlreiche Untersuchungen besonders gut bekannt (Übersicht bei Franz 1975; außerdem Linnaniemi 1912; Bornebusch 1930; Schubert 1933; Agrell 1935; Volz 1934/1935; Forsslund 1943, 1945; Ronde 1957; Usher 1970; Kaczmarek 1975; Hågvar 1982; Ponge 1983 u. a.). Vergleicht man die Ergebnisse dieser Arbeiten über die epi- und hemiedaphischen Spezies mit denen vom unverbrannten Kiefernwaldboden dieser Untersuchung, so zeigt sich allgemein eine breite qualitative Übereinstimmung über alle Familien, einschließlich einiger charakteristischer Sauerbodenpräferenten *(Pseudachorutes parvulus, Micranurida pygmaea)*. Die Artenzahl auf der Vergleichsfläche (= 31) entspricht etwa der Durchschnittszahl an epigäischen Arten aus diesen anderen Studien. Dies deutet daraufhin, daß die oberflächenaktiven Spezies weitgehend erfaßt wurden. Auch die hier beschriebene Dominanzstruktur zeigt trotz der abweichenden Fangmethodik beträchtliche Übereinstimmung mit den Dominanzstrukturen, die in einigen der oben genannten Arbeiten gefunden wurden. Vor allem aus südschwedischen und russischen Kiefernwäldern werden sehr ähnliche Dominanzverhältnisse gemeldet (Agrell 1935; Alejnikova & Martynova 1966). Ähnlichkeiten bestehen aber auch zur Collembolenfauna von waldfernen Rohhumus- und Torfböden (Milne 1962; Hale 1966). Damit darf man die Collembolenbesiedlung des unverbrannten Vergleichsstandortes als weitgehend typisch und repräsentativ für den vorliegenden, sauren Rohhumuspodsol ansehen (vgl. Gisin 1943).

4.2. Zur Brandfolgesukzession der Collembolen

4.2.1. Kurzzeiteffekt des Feuers

Unmittelbar nach einem Brand wird allgemein ein drastischer Rückgang der epigäischen Collembolenbesiedlung beobachtet. Bereits der schwache, unvollständige Brand einer nassen Grasheide, den Macfadyen (1952) beschreibt, reduzierte die Collembolendichte stellenweise um 70%. Rice (1932) schätzt die Mortalität durch Präriebrände auf 80 bis 90%. Im Oberboden nordamerikanischer Kiefernwälder wurden für Collembolen feuerbedingte Mortalitäten zwischen 80% und über 87% ermittelt (Heyward & Tissot 1936; Metz & Farrier 1971; Dindal & Metz 1977). Jahn & Schimitschek (1951) verzeichneten auf ihrer subalpinen Brandfläche eine Reduktion der Mesofauna um mindestens 94%. Huhta *et al.* (1967) fanden nach intensiven Bränden in finnischen Nadelwäldern die Collembolendichte um 96% reduziert vor und nehmen an, daß die Collembolen die am stärksten vom Feuer betroffenen Bodentiere sind. Die Angaben von Huhta kommen den eigenen Beobachtungen am nächsten, wurden doch noch sieben Monate nach dem gleichfalls sehr intensiven Brand um rund 80% verringerte Aktivitätsdichten festgestellt. Auch wenn man eine winterliche Regenerationspause annimmt, sollte man hier in Anbetracht der allgemein raschen, quantitativen Erholung der Collembolenbestände (s. u.) von einer feuerbedingten Mortalität bei den epi- und hemiedaphischen Arten von über 98% ausgehen. Dies entspricht in etwa den Rückgängen bei anderen epigäischen Tiergruppen im selben Brandgebiet, z. B. bei den Spinnen rund 99% (Schaefer 1980). Dies deckt sich aber auch grob mit dem Flächenanteil der unverbrannten

Humusbrocken. Man darf annehmen, daß diese Humusreste wesentliche Überlebenszentren und damit auch Regenerationsherde für die Wiederbesiedlung waren.

Viele der epigäischen Collembolenarten überleben offensichtlich auf diese oder ähnliche Weise eine Brandkatastrophe, doch nicht alle. Der hier anfangs beobachtete Artenverlust von 60% gegenüber der unverbrannten Fläche dürfte allerdings im wesentlichen auf die stark verringerten Individuenausbeuten aus dieser Zeit zurückzuführen sein (siehe hierzu Kap. 4.2.3.). Bei DINDAL & METZ (1977) traten auf den jährlich überbrannten Böden nur 7 häufigere Arten auf, gegenüber jeweils 17 Arten auf den in mehrjährigen Abständen oder gar nicht überbrannten Böden. Unter ihren 25 häufigeren Spezies fanden sich 7 feuerunverträgliche („stenosensitive to fire") und 3 schwach feuertolerante („fire-eurysensitive"). Das Feuer, dessen Folgen JAHN & SCHIMITSCHEK in der subalpinen Zone der Alpen untersuchten, schien dagegen eine drastische Artenverarmung bewirkt zu haben. Von schätzungsweise 25 Collembolenarten vor dem Brand konnte nur *Onychiurus armatus* im ersten Brandfolgejahr nachgewiesen werden[1]).

Die Auswirkungen von Bränden auf die Diversität von Collembolengesellschaften lassen sich nur schwer interpretieren. Zwar bewirkten die anfänglich niedrigen Individuenzahlen dieser Untersuchung und die anschließende Massenentwicklung einer Pionierart merklich verminderte Diversitätswerte. Doch schon ein besonders kalter Winter (1978/1979) ließ die Werte im folgenden Frühjahr noch deutlicher absinken (siehe Kap. 3.1.). DINDAL & METZ beobachteten auf den überbrannten Böden sogar höhere Diversitäten als auf den feuerfreien, ebenso LUSSENHOP (1976).

Die quantitative Erholung der überlebenden Collembolenpopulationen von der brandbedingten Anfangsdepression erfolgt allgemein rasch, d. h. innerhalb weniger Wochen bis Monate. Die Besiedlungsdichten übersteigen danach fast immer diejenigen des Vorbrandstadiums. Die Regenerationsdauer dürfte dabei im Einzelfall mit dem Ausmaß der erlittenen Schädigung sowie mit Trockenheit und Kälte wachsen (vgl. JAHN & SCHIMITSCHEK 1951).

Über den Wiederanstieg der Artenzahl liegen für allgemeine Aussagen zu wenig Daten vor. Im vorliegenden Fall wurde bereits im ersten Brandfolgejahr eine Artenzahl erreicht, die der durchschnittlichen Artenzahl auf der Brandfläche im fünfjährigen Untersuchungszeitraum entsprach (Abb. 1). Dagegen scheint die qualitative Erholung unter subalpinen Bedingungen extrem langsam abzulaufen. Im zehnten Brandfolgejahr fanden JAHN & SCHIMITSCHEK lediglich zwei Collembolenarten, im zwanzigsten ca. 25.

4.2.2. Der Langzeiteffekt des Feuers

Die vorliegende Untersuchung zeigt, daß der Brand neben der nur kurzfristigen quantitativen Reduktion des Collembolenbestandes auch eine langfristige, auch qualitative Veränderung der Faunenzusammensetzung bewirkte. Bereits die Beispiele von DINDAL & METZ und JAHN & SCHIMITSCHEK deuten eine solche zweifache Brandfolgewirkung an. Darüberhinaus zeigt die vorliegende Studie, daß sich das Faunenbild im Verlaufe der Sukzession wieder allmählich demjenigen des unverbrannten Standortes annäherte. Diese Angleichung war allerdings nach dem fünften Brandfolgejahr noch nicht abgeschlossen. Vielmehr überwog auch am Ende des Untersuchungszeitraumes noch immer der Brandflächencharakter, angezeigt durch das häufige Auftreten einiger hierfür typischer Arten (*Tomocerus vulgaris*, *Isotoma viridis*, *Bourletiella hortensis* u. a., vgl. Abb. 2). Der weitere Sukzessionsverlauf dürfte im wesentlichen von der Vegetations- und Bodenentwicklung abhängen. Die vollständige Regeneration der ursprünglichen Collembolenfauna ist im gegebenen Falle nicht zu erwarten, da sich anstelle des Kiefernwaldes ein Laubwald entwickelt.

4.2.3. Artspezifische Reaktionen auf das Feuer

Nach einem Brand treten bei den Collembolen drei Reaktionstypen in Erscheinung: feuergeschädigte Arten, feuerneutrale Arten (entspricht bei DINDAL & METZ „fire-tolerant, affected very little or even increased by fire") und feuergeförderte Arten (DINDAL & METZ

[1]) Die Artenliste für den unverbrannten Vergleichsstandort wurde nicht publiziert.

verengen hier auf „association pioneers or colonizers, apparently stimulated and only found on post-burn-sites"). Die feuergeschädigten Arten werden von DINDAL & METZ in drei Gruppen zusammengestellt: „stenosensitive to fire", „fire-eurysensitive" und „reduced but stable". In vorliegender Abb. 2 wird diese Kategorie untergliedert in dauerhaft oder zeitweilig reduzierte Arten und in gänzlich verschwindende Arten.

Feuergeschädigt waren bei DINDAL & METZ insgesamt 56% der 25 häufigeren Arten, bei der eigenen Untersuchung 38% der 26 häufigeren Arten, feuertolerant nach obiger Definition 12% bzw. 15%, feuergefördert 32% bzw. 46%. Die Übergänge sind fließend, somit die Grenzen im Detail willkürlich. Neben der großen Übereinstimmung fällt auf, daß der Anteil an feuergeschädigten Arten bei DINDAL & METZ größer war, der an „Pionierarten" kleiner. Dies könnte zurückgehen auf die dort einbezogenen subterranen Arten oder auf den teilweisen Ausfall der Arten der mittleren Sukzessionsphase (2. bis 5. Brandfolgejahr) unter den dortigen Bedingungen.

Am brandempfindlichsten erwiesen sich im vorliegenden Fall die großen, rein epigäischen Formen (*Tomocerus longicornis*, *Tomocerus flavescens*, *Neanura muscorum*, die *Sminthurus*- und *Dicyrtoma*-Arten). *Tomocerus flavescens* ist auch bei DINDAL & METZ „fire-stenosensitive", *Neanura muscorum* dagegen „fire-tolerant". Auch *Pseudachorutes parvulus* und *Onychiurus armatus* scheinen feuerempfindlich zu sein, ebenso wie *Lepidocyrtus cyaneus*, der auch nach DINDAL & METZ schwach empfindlich bis tolerant ist. Mit Ausnahme letztgenannter Art dürften alle diese Spezies „K-Strategen" sein. Die meisten von ihnen waren kurz nach dem Brand noch vereinzelt anzutreffen und verschwanden erst im Sukzessionsverlauf (Abb. 2). Für eben diese Arten dürfte demnach weniger die direkte Feuerwirkung für die Reduktion entscheidend gewesen sein, sondern die indirekte über Biotopveränderung.

Feuerneutrale Arten im echten Sinne wurden bei vorliegender Untersuchung nicht beobachtet, da alle nicht geschädigten Arten auf der Brandfläche generell höhere Aktivitätsdichten entwickelten. „Fire-tolerant" im Sinne von DINDAL & METZ sind nur *Lepidocyrtus lignorum*, *Sminthurides schoetti* und *Sminthurinus aureus*. Die beiden erstgenannten waren die insgesamt weitaus häufigsten Collembolen auf beiden Flächen mit zusammen 51% Dominanz im Gesamtfang (nur während der Anfangsdepression weniger zahlreich).

Die feuergeförderten Artensind zum guten Teil typische Besiedler offenen Geländes, insbesondere *Isotoma viridis*, *Isotomurus palustris*, die beiden *Bourletiella*-Spezies und *Tomocerus vulgaris* (vgl. BOCKEMÜHL 1956). Einige von ihnen spielen bei Rohbodensukzessionen eine wichtige Rolle als Pioniere (DUNGER 1968; TISCHLER 1952; BODE 1975). Solche typischen „r-Strategen" sind vor allem *Isotomurus palustris* (vgl. HERMOSILLA 1982) und *Bourletiella hortensis* (vgl. ELLIS 1974). *Isotoma viridis* kann beispielsweise auf trockenfallenden, kahlen Stauseeböden eudominant und massenhaft auftreten (TAMM 1984). Die anderen feuergeförderten Arten sind überwiegend relativ trockenheitstolerante Formen (die drei *Entomobrya*-Arten, *Isotoma cinerea*, *Isotoma sensibilis*). Ohne ökologische Zuordnung müssen die ubiquistischen *Friesea mirabilis* und *Isotoma notabilis* bleiben, ebenso die seltene *Folsomides angularis*.

4.2.4. Bedeutung der Immigration

Die Brandfolgesukzession der Collembolen entwickelte sich im vorliegenden Fall offensichtlich überwiegend aus Populationen, die den Brand vor Ort überlebt hatten. Nur 4 der 26 häufigeren Spezies wurden auf der unverbrannten Fläche nicht nachgewiesen, doch auch diese dürften vor dem Feuer im Brandgebiet vorgekommen sein. Darauf deutet ihr durchweg frühes Erscheinen noch vor dem ersten Brandfolgesommer hin. Es ist also anzunahmen, daß keine vorher gebietsfremden Pioniere von außerhalb zuwanderten. Andererseits scheinen nur drei der häufigeren Arten unmittelbar durch das Feuer ausgelöscht worden zu sein (*Tomocerus longicornis*, *Tomocerus flavescens*, *Neanura muscorum*). Allein das Wiederauftreten der beiden letztgenannten Arten nach drei- bzw. zweijähriger Abwesenheit von der Brandfläche dürfte auf Immigration zurückgehen, sei es durch allmähliches Vordringen zu Lande durch Einschleppung oder die erstaunlich rege Windverdriftung bei Collembolen (FREEMAN 1952). Die nächsten, unverbrannten Böden lagen immerhin 1800 m entfernt.

Die Sukzession der wesentlich mobileren Fluginsekten und Spinnen wird dagegen vor allem durch einwandernde Pionierarten bestimmt (SCHAUERMANN 1980; SCHAEFER 1980; WINTER *et al.* 1983). Dabei spielen auch echte Brandflächenspezialisten eine Rolle.

5. Zusammenfassung

Die Collembolensukzession nach einem Großfeuer in einem Kiefernforst bei Celle (Niedersachsen) wurde über fünf Jahre mit der Bodenfallenmethode untersucht. Zum Vergleich diente eine einjährige Untersuchung in einem benachbarten, unverbrannten Kiefernforst. Insgesamt wurden rund 50000 Collembolen aus 44 Arten festgestellt.

Das Feuer bewirkte neben der Zerstörung der Vegetation und fast der gesamten Rohhumusdecke des anstehenden Braunerde-Podsols einen sehr starken Rückgang der vorhandenen, standorttypischen Collembolenfauna. Noch sieben Monate nach dem Feuer, im April 1976, erreichte die Gesamtindividuenausbeute nur 20% des Aprilfanges von der unverbrannten Fläche. Doch bereits im Juni war dieses Defizit mehr als ausgeglichen. Im weiteren Sukzessionsverlauf blieben die Aktivitätsdichten gegenüber denen auf der Kontrollfläche erhöht. Die Diversität nach BRILLOUIN war nach dem Brand nur leicht und kurzfristig verringert (Abb. 1).

Die bedeutendste Wirkung des Feuers bestand in der markanten, langfristigen Veränderung der Dominanzstruktur (Tabelle 1, Abb. 2). Von den 26 häufigeren Arten wurden 10 deutlich und nachhaltig reduziert, vor allem die rein epigäischen Großcollembolen (*Tomocerus longicornis*, *Tomocerus flavescens*, *Neanura muscorum*, die *Sminthurus*- und *Dicyrtoma*-Arten) sowie *Pseudachorutes parvulus*. Nur die drei erstgenannten dürften direkt durch das Feuer ausgerottet sein. Die übrigen waren nach dem Brand noch nachweisbar und dürften somit ihre langfristig reduzierten Populationen der feuerbedingten Biotopveränderung verdanken. Die beiden insgesamt klar dominierenden Collembolenarten *Lepidocyrtus lignorum* und *Sminthurides schoetti* gehörten zu den drei Spezies, die auf beiden Untersuchungsflächen gleichermaßen zahlreich waren. Die übrigen 13 häufigeren Arten traten auf der Brandfläche deutlich vermehrt auf. Vier von ihnen fanden sich nur hier. Die Brandflächenpräferenten setzten sich vor allem zusammen aus typischen Besiedlern offenen Geländes und aus einigen xerotoleranten Formen. Die typische Pionierart der frühen Sukzession war *Bourletiella hortensis* mit einem Massenauftritt im ersten Brandfolgesommer, begleitet von *Bourletiella bilineata* und den drei *Entomobrya*-Arten. Charakteristisch für die späteren Sukzessionsphasen waren *Tomocerus vulgaris*, *Isotoma viridis*, *Isotomurus palustris* und *Friesea mirabilis*. Einige Arten zeigten deutliche, saisonale Häufigkeitsmaxima (Abb. 3).

Das Faunenbild näherte sich im Verlauf der Sukzession wieder allmählich demjenigen des unverbrannten Standortes an. Dennoch überwog auch im fünften Brandfolgejahr der Brandflächencharakter mit dem häufigen Auftreten einiger, hierfür typischer Arten.

Die Immigration von spezialisierten Pionierarten, wie sie für die Brandflächenbesiedlung vieler Arthropodengruppen kennzeichnend ist, spielte bei den Collembolen offenbar kaum eine Rolle. Vielmehr schien deren Sukzession im wesentlichen auf dem vor Ort vorhandenen, durch das Feuer nur wenig veränderten Artenspektrum aufzubauen.

6. Literatur

ADIS, J., 1974. Bodenfallenfänge in einem Buchenwald und ihr Aussagewert. Diplomarbeit, Univ. Göttingen.

AGRELL, I., 1935. Studien über die Verteilung der Collembola auf Triebsandboden. Entomol. Tidskr. **55**, 181—248.

AHLGREN, I. F., 1974. The Effect of Fire on Soil Organisms. In: KOZLOWSKI, T. T., & C. E. AHLGREN (eds.), Fire and ecosystems. Academic Press, New York, San Francisco, London, 47—72.

ALEJNIKOVA, M. M., & E. F. MARTYNOVA, 1966, Landšaftno-ėkologičeskij obzor fauny počvennych nogochvostok (Collembola) Srednego Povolž'ja. Pedobiologia **6**, 35—64.

BEESE, F., & R. F. DIVISCH, 1980. Zum Stoffaustrag eines durch Waldbrand beeinflußten Braunerde-Podsols unter Kiefer. Forstw. Cbl. **99**, 273—283.

BOCKEMÜHL, J., 1956. Die Apterygoten des Spitzberges bei Tübingen, eine faunistisch-ökologische Untersuchung. Zool. Jahrb. **84**, 113—194.

BODE, E., 1975. Pedozoologische Sukzessionsuntersuchungen auf Rekultivierungsflächen des Braunkohlentagebaues. Pedobiologia **15**, 284—289.

BORNEBUSCH, C., 1930. The fauna of forest soil. Forstl. Forsøgsvaesen Danmark **11**, 1—158.

BRILLOUIN, L., 1962. Science and information theory. In: QUASTLER, H. (ed,) Urbana. University of Illinois Press.

BUCK, K.-H., 1979. Auswirkungen eines Waldbrandes auf Tiere und Pflanzen unter besonderer Berücksichtigung der Mäuse und Arthropoden. Drosera **79**, 63—80.

BUTIN, H., & J. KAPPICH, 1980. Untersuchungen zur Neubesiedlung von verbrannten Waldböden durch Pilze und Moose. Forstw. Cbl. **99**, 283—296.

DINDAL, D. L., & L. J. METZ, 1977. Community structure of Collembola affected by fire frequency. In: MATTSON, W. J. (ed.), The role of arthropods in forest ecosystems. Springer, Berlin.
DUNGER, W., 1968. Die Entwicklung der Bodenfauna auf rekultivierten Kippen und Halden des Braunkohlentagebaues. Abh. Ber. Naturkd.museums Görlitz **43**, 1—256.
ELLIS, W. N., 1974. Ecology of epigeic Collembola in the Netherlands. Pedobiologia **14**, 232—237.
FORSSLUND, K.-H., 1943. Studien über die Tierwelt des nordschwedischen Waldbodens. Meddel. från Statens Skogsförsökanstalt **34**, 283 S.
— 1945. Zusammenfassende Übersicht über bei Waldbodenfaunauntersuchungen in Västerbotten (Nordschweden) angetroffene Tiere. Meddel. från. Statens Skogsförsogsanstalt **34**, 341—364.
FRANZ, H., 1975. Die Bodenfauna der Erde in biozönotischer Betrachtung. Teil 1 und 2. Franz Steiner Verlag, Wiesbaden, 796 u. 485 S.
FREEMAN, J. A., 1952. Occurrence of Collembola in the air. Proc. Royal Entom. Soc. London (A) **27**, p. 28.
GISIN, H., 1943. Ökologie und Lebensgemeinschaften der Collembolen im schweizerischen Exkursionsgebiet Basels. Rev. Suisse Zool. **50**, 131—224.
— 1960. Collembolenfauna Europas. Museum d'Hist. Naturelle, Genf, 312 S.
— 1963. Collemboles d'Europe, V. Rev. Suisse Zool. **70**, 77—101.
— 1964. Collemboles d'Europe, VI et VII. Rev. Suisse Zool. **71**, 383—400, 649—678.
HÅGVAR, S., 1982. Collembola in Norwegian coniferous forest soils. I. Relations to plant communities and soil fertility. Pedobiologia **24**, 255—296.
HALE, W. G., 1966. The Collembola of the Moor House National Nature Reserve, Westmoreland: a moorland habitat. Rev. Ecol. Biol. Sol **3**, 97—122.
HERMOSILLA, W., 1982. Sukzession und Diversität der Collembolenfauna eines rekultivierten Ackers. I. Rev. Ecol. Biol. Sol **19**, 225—236.
HETSCH, W., 1980. Bodenphysikalische und bodenchemische Auswirkungen eines Waldbrandes auf einem Braunerde-Podsol unter Kiefer. Forstw. Cbl. **99**, 257—273.
HEYWARD, F., & A. N. TISSOT, 1936. Some changes in the soil fauna associated with forest fires in the longleaf pine region. Ecology **17**, 659—666.
HUHTA, V., E. KARPPINEN, M. NURMINEN & A. VALPAS, 1967. Effect of silvicultural practices upon arthropod, annelid and nematode populations in coniferous forest soil. Ann. Zool. Fenn. **4**, 87—145.
— M. NURMINEN & A. VALPAS, 1969. Further notes on the effect of silvicultural practices on the fauna of coniferous forest soil. Ann. Zool. Fenn. **6**, 327—334.
JAHN, E., 1972. Ausgelesene Bodentierarten aus Böden der Brandfläche an den Südhängen der Nockspitze (Saile bei Innsbruck) in den Jahren 1968/69. Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck **59**, 67—72.
— & G. SCHIMITSCHEK, 1950, 1951. Bodenkundliche und bodenzoologische Untersuchungen über Auswirkungen von Waldbränden im Hochgebirge. Österr. Vierteljahreszeitschr. Forstwesen **91**, 214—224 et **92**, 36—44
— & G. SCHIMITSCHEK, 1961. Bodenkundliche und bodenbiologische Erhebungen über den Zustand einer Brandfläche im Hochgebirge elf und zwölf Jahre nach dem Brand. Centralbl. gesamte Forstwesen **78**, 158—174.
JAHN, G., 1980. Die natürliche Wiederbesiedlung von Waldbrandflächen in der Lüneburger Heide mit Moosen und Gefäßpflanzen. Forstw. Cbl. **99**, 297—324.
KACZMAREK, M., 1975. An Analysis of Collembola-Communities in different pine forest Environments. Ekol. pol. **23**, 265—293.
KÜRSCHNER, K., & E. RÖHRIG, 1980. Der Waldbrand im staatlichen Forstamt Lüß (Niedersachsen). Forstw. Cbl. **99**, 249—253.
LINNANIEMI, W. M., 1912. Die Apterygotanfauna Finnlands. II. Spezieller Teil. Acta soc. sci. fenn. **40**, 1—361.
LUSSENHOP, J., 1976. Soil arthropod response to prairie burning. Ecology **57**, 88—98.
MACFADYEN, A., 1952. The small arthropods of a *Molinia* fen at Cothill. J. Anim. Ecol. **21**, 87—117.
METZ, L. J., & M. H. FARRIER, 1971. Prescribed Burning and Soil Mesofauna on the Santee Experimental Forest. Proc. U.S. Dept. Agricult. Forest Service, Asheville N.C., 100—105.
MILNE, S., 1962. Phenology of a natural population of soil Collembola. Pedobiologia **2**, 41—52.
PALISSA, A., 1964. Apterygota. In: BROHMER, P., *et al.* (eds.), Die Tierwelt Mitteleuropas, Insekten, I. Teil. Quelle & Meyer, Leipzig, 299 S.
PEARSE, A. S., 1943. Effects of burning over and raking off litter on certain soil animals in the Duke Forest. Amer. Midl. Nat. **29**, 406—424.
PIELOU, E. C., 1966. Species-diversity and pattern-diversity in the study of ecological succession. J. theoret. Biol. **10**, 370—383.
PONGE, J.-F., 1983. Les collemboles, indicateurs du type d'humus en milieu forestier. Résultats obtenus au Sud de Paris. Acta Oecol., Oecol. gener. **4**, 359—374.
POOLE, T. B., 1961. An ecological study of the Collembola in a coniferous forest soil. Pedobiologia **1**, 113—137.
RICE, L. A., 1932. Effect of fire on the prairie animal communities. Ecology **13**, 393—401.
RONDE, G., 1957. Studien zur Waldbodenkleinfauna. Forstw. Cbl. **76**, 95—126.
SCHAEFER, M., 1980. Sukzession von Arthropoden in verbrannten Kiefernforsten. II. Spinnen (Araneida) und Weberknechte (Opilionida). Forstw. Cbl. **99**, 341—356.

SCHAUERMANN, J., 1980. Zur Entwicklung von Insektenpopulationen auf Kiefernforst-Brandflächen in der nordwestdeutschen Tiefebene. Entomologia gen. **6**, 193—199.
SCHUBERT, K., 1933. Ökologische Studien an schlesischen Apterygoten. Deutsche Entom. Z., Jg. 1933, 177—272.
TAMM, J., 1984. Die Fauna und Flora der jahresperiodisch trockenliegenden Überschwemmungsfluren der Edertalsperre — eine Auenbiozönose? Verh. Ges. Ökol. **12**, 355—360.
TISCHLER, W., 1952. Biozönotische Untersuchungen an Ruderalstellen. Zool. Jb. Syst. **81**, 122—174.
USHER, M. B., 1970. Seasonal and vertical distribution of a population of soil arthropods: Collembola. Pedobiologia **10**, 224—236.
VOLZ, P., 1934/35. Untersuchungen über die Mikroschichtung der Fauna von Waldböden. Zool. Jb. Syst. **66**, 153—210.
WINTER, K., R. ALTMÜLLER, P. HARTMANN & J. SCHAUERMANN, 1976. Forschungsprojekt Waldbrandfolgen: Populationsdynamik der Invertebratenfauna in Kiefernforsten der Lüneburger Heide. Verh. Ges. Ökol. **5**, 225—234.
— J. SCHAUERMANN & M. SCHAEFER, 1980. Sukzession von Arthropoden in verbrannten Kiefernforsten. I. Methoden und allgemeiner Überblick. Forstw. Cbl. **99**, 324—340.
— P. DÜWEKE, M. SCHAEFER & J. SCHAUERMANN, 1983. Sukzession von Arthropoden in verbrannten Kiefernforsten der Südheide. Verh. Ges. Ökol. **10**, 57—61.

Anschrift des Verfassers: Dr. J. C. TAMM, Zoologisches Institut des Fachbereiches Biologie der Universität, Siesmayerstraße 70, D - 6000 Frankfurt am Main.

Synopsis: *Original scientific paper*

TAMM, J. C., 1986. Fünfjährige Collembolensukzession auf einem verbrannten Kiefernwaldboden in Niedersachsen (BRD). [Five-year post-fire succession of the surface-dwelling Collembola inhabitating the floor of a pine forest in Niedersachsen (FRG)]. Pedobiologia **29**, 113—127.

Over a five year period, the post-fire succession of Collembola was studied using pitfall traps in a large, lowland pine forest in the northern part of FRG. As a control, a one-year study was carried out in a nearby unburned pine forest. Altogether, about 50,000 individual Collembola and 44 species were recorded.

The fire carbonized all above-ground vegetation and, to a large degree, the raw humus topsoil in August 1975. The fire mortality of the epigeic springtails was probably very high. In April 1976, seven months after the fire, the individual Collembola captured in the burned area were reduced to 20% of the April catch in the unburned forest. However, just two months later the burned population levels exceeded the control levels, and their means remained greater than the controls during the entire study period.

The fire's most striking effect on Collembola was the long-term change in the dominance structure. Although the species diversity did not change conspicuously after the burn, the individual catches of 10 of the 26 more numerous species were clearly and consistently reduced by the fire. These species were mainly the large, strictly surface-dwelling forms. Three of them probably became extinct as a result of fire. The other species were also found in the burned area, and therefore the main reason for their long-term reduction was most likely the fire-induced changes in the habitat structure. The two most abundant species in this study were numerous at both the burned and unburned sites. The remaining 13 species were far more numerous in the burned area than in the control area and four of them were found only in the burned area. Most of these species prefer either open habitats without a wood stratum or more xeric habitats.

In the spring of 1976 when the first vegetation reappeared (*Funaria* moss-association), there was an outbreak in the collembolan pioneer species *Bourletiella hortensis*. The most characteristic Collembola of the following successional stages (*Epilobium angustifolium*-association, gradually replaced by a *Calluna vulgaris* — *Deschampsia flexuosa*-association) were *Tomocerus vulgaris*, *Isotoma viridis*, *Isotomurus palustris* and *Friesea mirabilis*.

The collembolan fauna of the burned area gradually approached but had not recovered its preburn character (as assessed by measurements at the control site) within the study period. After five years of succession, some species, which were typically abundant after the burn, but only occasionally found at the control site, still dominated the community.

In contrast to many other arthropod groups, the succession of Collembola is not characterized by species, which immigrated to the burned area.

Key words: Collembola, succession, fire, burning, pine, forest, soil.